Original-Abhandlungen.

Die Herren Verfasser sind für den Inhalt ihrer Veröffentlichungen selbst verantwortlich, sie wollen alles Persönliche vermeiden.

Studien über die Organisation der Staphylinoidea:
II. Primitiver und adaptiver Larventypus.

von **K. W. Verhoeff**, Pasing.

In meinen Untersuchungen „Ueber die vergleichende Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren-Larven und Imagines“ usw., deren Drucklegung durch den Krieg leider sehr verzögert werden wird, habe ich u. a. auch Larven von Staphyliniden und Silphiden in Betracht gezogen. Bekanntlich ist die Zahl der genauer untersuchten und beschriebenen Staphyliniden-Larven noch sehr klein. Dennoch sind immerhin Larven aus einer Reihe von wichtigen Gattungen bekannt und geben uns eine wertvolle Unterlage zur Beurteilung der Frage, ob denn die Staphyliniden im gewöhnlichen Sinne überhaupt eine natürliche Einheit darstellen.

In der genannten Arbeit habe ich den Nachweis erbracht, daß wir unter den Käferlarven mit gut ausgebildeten Beinpaaren nicht nur im allgemeinen zwei durch den Bau der Mundwerkzeuge wesentlich verschiedene Larventypen zu unterscheiden haben, sondern daß sich auch diese beiden Larventypen innerhalb der bisherigen Staphyliniden vereinigt finden.

Ganglbauer hat in seinen Staphylinoidea Wien 1895 und 99, hauptsächlich auf Schiödtes großem Larvenwerk fußend, auch die Kurzflüglerlarven in Betracht gezogen. Schiödte hatte bereits einen wichtigen Gegensatz innerhalb der Staphyliniden-Larven also gekennzeichnet: Staphilinini: „Instrumenta cibaria exserta, libera, membrana articularia maxillari brevissima, cardines non excelente“. — Oxytelini: „Instrumenta cibaria retracta, membrana articularia *maxillari* completa, plicata, pulvinata“.

Den schwerwiegenden und ich möchte geradezu sagen klassisch bedeutsamen Inhalt dieser beiden Sätze hat weder Ganglbauer verstanden, noch ist er Schiödte selbst in vollem Umfange zum Bewußtsein gekommen. Daß Ganglbauer ihn nicht verstanden hat, beweist er durch sein Urteil über die *Stenus*-Larven, welche nach ihm „zwischen den beiden von Schiödte zuerst unterschiedenen Typen in der Mitte stehen“ sollen. Schiödte selbst hat zwar den eben genannten Gegensatz treffend hervorgehoben, zu seiner konsequenten Ausnutzung aber nicht die erforderlichen vergleichenden Untersuchungen unternommen und daher nicht die sonstigen, damit zusammenhängenden großen Gegensätze in der Organisation der Larvenköpfe erkannt. Auf diese Zusammenhänge, die man in meiner zitierten Arbeit genauer behandelt findet, kommt es jedoch in letzter Linie an. In Kürze sei hier wenigstens folgendes hervorgehoben:

Es herrscht im allgemeinen die Ansicht vor, daß die Käferlarven als Angehörige der Holometabolen „Anpassungsformen“ seien. So zweifellos richtig das nun auch für die große Mehrzahl der Käferlarven ist, so kann es doch keineswegs als etwas allgemein Gültiges betrachtet werden, zumal viele Coleopteren-Larven z. B. hinsichtlich der vordersten Abdominalsternite viel primitivere Verhältnisse bewahrt haben, als fast alle Imagines. Was aber die Mundwerkzeuge betrifft, so

Bogen VII der „Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biologie“, Druck vom 30. Juni 1917.

zeigen uns die Imagines vieler Gattungen namentlich hinsichtlich der beiden Maxillenpaare Verhältnisse, die sich in mancher Hinsicht an diejenigen niederer Pterygoten mit beißenden Mundwerkzeugen anschließen. Charakteristisch ist hier die breite Verbindung der Stammteile der vorderen Maxillopoden mit dem Kopfe und die Selbständigkeit von Mentum und Submentum. Diese wichtigen Merkmale finden wir aber nicht nur ebenfalls bei manchen Käferlarven wieder, sondern es zeigen sich insbesondere die *Silpha*-Larven auch noch darin ursprünglicher organisiert, daß eine Gula noch nicht in den Kopf aufgenommen worden ist. A. a. O. bin ich auf die mannigfaltigen Schicksale der Gula bei den Coleopteren-Imagines ausführlich eingegangen und will hier nur soviel erwähnen, daß je abgeleitetere Stellung eine Käfergattung einnimmt, umsomehr die Selbständigkeit der Gula und oft auch des Submentum verloren gegangen ist. Bei den *Silpha*-Larven wurde jedoch nicht nur überhaupt keine Gula in den Kopf aufgenommen, sondern Mentum und Submentum sind auch zugleich völlig selbständig geblieben als Stützen der beiden Maxillopodenpaare. Die *Silpha*-Larven zeigen den primitivsten Bauplan der Mundwerkzeuge, welcher überhaupt bei Coleopteren vorkommt, sowohl mit Imagines als auch mit Larven verglichen.

Die *Silpha*-Larven gehören einem Larventypus an, den ich als blattoiden hervorgehoben habe, und für welchen große, kräftige Tergite als charakteristisch gelten, die an den Seiten in Paratergite erweitert sind. Hierdurch kommt ein für Bodenkerfe überaus vorteilhafter Schutztypus zustande, wie wir ihn in ähnlicher Weise bei vielen Diplopoden, Isopoden und Blattodeen antreffen. Es ist zweifellos ein Zeugnis für die ursprünglich noch reichlichere Ausbreitung des blattoiden Typus, wenn wir ihn bei einer ganzen Reihe von verwandtschaftlich weit auseinanderstehenden Larvenformen vorfinden, wie Lampyriden, Silphiden, Parniden und Carabiden. Wenn sich nun unter diesen blattoiden Larvenformen Gruppen finden, die wie Lampyriden und Silphiden auch aus verschiedenen anderen Gründen als niedrig stehende betrachtet werden dürfen, dann haben wir um so mehr Grund, dem blattoiden Typus eine phylogenetische Bedeutung zuzusprechen. Kommt nun ferner der blattoide Larventypus, wie das eben für *Silpha* gilt, mit einem primär gebauten Larvenkopf vereint vor, dann haben wir vielfache Veranlassung, solche Larven als ursprüngliche Gestalten zu betrachten.

Als primäre Erscheinungen am Larvenkopf von *Silpha* und Verwandten (*Necrophorus*, *Choleva*, *Anisotoma*, *Agathidium*) sei erwähnt, daß die vorderen Maxillopoden (ganz dem Typus der Imagines entsprechend) eingelenkt sind, also muschelartige Cardines und Maxillopodenbuchten besitzen, während demgemäß die unteren mandibulären Gelenke sich weit vor den Wurzeln der Cardines befinden. Es besteht also wie bei den Imagines eine breite häutige direkte Verbindung zwischen den vorderen Maxillopoden-Coxiten und dem Kopfe (Schlund). Primitiver als bei den Imagines gebaut ist der Hinterkopf, da dem Fehlen der Gula gemäß die Wurzelgelenke der Cardines außerordentlich nahe an die Hinterhauptöffnung gerückt sind, sodaß sich zwischen dieser und den Maxillopodenbuchten nur eine schmale Brücke vorfindet.

Coleopteren-Larven, welche wie diejenigen der Silphiden sich im Bau der Mundwerkzeuge in den Grundzügen an diejenigen der

Imagines anschließen, bezeichne ich als **imaginale** Larven. Wir können diese durchaus nicht als „Anpassungsformen" bezeichnen, (jedenfalls nicht mit mehr Grund als die Imagines selbst), weil zum Wesen solcher im vollkommenen Sinne gehört, daß sie entweder in wesentlichsten Teilen der Organisation, wie den Mundwerkzeugen, eine tiefgreifende Umwandlung erfahren haben, oder in ihrer allgemeinen Gestaltung, wie z. B. die Larven der *Rhynchoren*, sich als sekundär stark umgemodelt erweisen lassen.

Derivat-adaptive Larven finden wir dagegen bei *Staphylinus* und *Carabus*. Der derivate Charakter der *Carabus*-Larven ist hinsichtlich des Kopfes in folgendem begründet:

1. Der Oberkopf ist nur in zwei Abschnitte hintereinander geschieden,
2. Mentum und Submentum sind verdrängt und dadurch ist eine lange ventrale Kopfmediannaht zustande gekommen,
3. die Maxillopodenbuchten sind verschwunden daher auch die Angelfelder,
4. sind die Cardines verkürzt,
5. die Maxillopodencoxite vom Kopfe losgelöst,
6. die Cardines an Unterkopfzapfen angeschlossen,
7. die Mandibeln stark zurückgedrängt und
8. haben die inneren Coxomerite (Laden) ihre Bedeutung als Kauorgane eingebüßt.[1])

Ganz ähnlich müssen aber die *Staphylinus*-Larven als derivat-adaptive beurteilt werden. Wenn sie Fr. Brauer (Verh. zool. bot. Ges. 1869, S. 313) „als eine der ältesten Käferformen gelten" lassen wollte, so wurde er ohne genauere Kenntnis des Baues der Mundwerkzeuge, durch den Habitus getäuscht. Auch diese Larven-Mundteile habe ich a. a. O. näher besprochen, hebe aber hervor, daß *Staphylinus* im Vergleich mit *Carabus*-Larven insofern noch abgeleiteteres Verhalten zeigt als die vorderen Maxillopoden vom unteren Vorderrand des Kopfes ganz abgerückt sind und in eigenen cardinalen Acetabula Aufnahme gefunden haben.

Die dreigliedrigen Taster der Labiopoden der *Staphylinus*-Larven sitzen auf einem völlig verschmolzenen Syncoxit, welches durch eine anscheinend sehr dehnbare Zwischenhaut von ihnen geschieden ist. Das Syncoxit besitzt aber nicht die von Schiödte gezeichnete und nur durch sehr aufgetriebenen Zustand erklärliche Lage, sondern es ist mehr oder weniger in eine Tasche eingesenkt und wird unten von einem Hautfeld verdeckt, welches zwischen zwei dicken Zähnen ausgespannt ist. Diese Zähne sitzen vorn auf den Vorderenden einer Doppelnaht, welche ein breites, nach hinten in ein Dreieck auslaufendes Feld umschließen. In der teilweisen Anlage eines Labrum und besonders in der weitgehenden Absetzung von Clypeus und Frons zeigen diese Larvenköpfe ein im Vergleich mit *Carabus*-Larven ursprünglicheres Verhalten. Im Vergleich mit den Silphiden-Larven dagegen sind die *Staphylinus*-Larvenköpfe ebenfalls entschieden abgeleiteter Natur.

---

[1]) In der genannten Arbeit über die Mundwerkzeuge ist auch die verschiedene Leistung derselben bei Larven und Imagines berücksichtigt worden. Mit dieser verschiedenen physiologischen Bedeutung hängt der primäre oder adaptive Charakter der Larvenköpfe eng zusammen.

Durch vergleichend-morphologische Vertiefung des von Schiödte zuerst erkannten großen Gegensatzes innerhalb der Larven der *Staphylinidae* s. lat. hat sich ergeben, daß sich zwischen den Larven der Staphylininen und Oxytelinen dieselben fundamentalen Gegensätze im Bau des Kopfes vorfinden, die zwischen Staphyliniden und Silphiden-Larven bestehen, was mit anderen Worten so viel heißt, als daß die Oxytelinen den Silphiden viel näher stehen als den Staphylininen. Die Staphyliniden im heutigen Sinne stellen also eine unnatürliche Mischgruppe dar, auch wenn wir von den bereits ausgeschiedenen *Micropeplidae* ganz absehen.

Die alten *Staphylinidae* s. lat. löse ich in die beiden folgenden natürlichen Familien auf:

A. ***Staphylinidae*** s. str.: Larven räuberisch, mit völlig freien, vom Kopfe abgelösten, vorderen Maxillopodencoxiten, deren Cardines mit selbständigen Acetabula. Maxillopodenbuchten fehlen, Unterkopf mit sagittaler Mediannaht. Untere Mandibelgelenke ungefähr in einer Querlinie mit mentalen Zähnen und wenig vor den cardinalen Gelenkgruben Coxomerite der vorderen Maxillopoden klein und gelenkig eingefügt, griffelförmig. Antennen viergliedrig. — Larven mit echten Larvenköpfen. — Hierhin die Staphylininen, Quediinen und Xantholininen.

B. ***Oxytelinidae*** m: Larven polyphag, mit breit an den Kopf angewachsenen vorderen Maxillopodencoxiten, Cardines ohne selbständige Acetabula, vielmehr nach Art der Coleopteren-Imagines hinten in den Maxillopodenbuchten eingewurzelt. Unterkopf ohne Mediannaht. Die unteren Mandibelgelenke liegen weit vor den Angelwurzeln. Die Coxomerite der vorderen Maxillopoden sind mit den Coxiten verwachsen, als Kauladen entwickelt und ragen nach vorn heraus. Antennen dreigliedrig, bei *Stenus* viergliedrig. — Larven mit imaginalen Köpfen. — Hierhin die Oxytelinen, Oxyporinen, Tachyporinen, Paederinen, Steninen und wahrscheinlich auch Aleocharinen. (Vermutlich gehören hierhin auch noch einige kleinere Gruppen, deren Larven bisher unbekannt blieben.)

* * *

Sonstige, z. T. auch nicht durchgreifende Unterschiede, welche Schiödte (und Ganglbauer) angeführt haben, treten ganz zurück gegen die vorgenannten, deren Bedeutung sich schon aus der allgemeinen, vergleichenden Morphologie der Käferlarven ergiebt. Nach dem vorigen genügt ein einziger Blick auf Schiödtes Charakteristik der *Stenus*-Larven, um zu zeigen, daß Ganglbauer mit seiner Ansicht von der Mittelstellung derselben vollkommen im Irrtum war, wenn auch die mehr nebensächlichen Charaktere, auf Grund deren er urteilte, seinen Schluß erklärlich erscheinen lassen.

In der folgenden Gegenüberstellung der Larven einiger besonders wichtiger Familien wird zugleich der Gegensatz zwischen primären imaginalen und sekundären adaptiven Larven zum Ausdruck gebracht:

A. Maxillopodenbuchten vorhanden, in ihrem Hintergrunde die Cardines eingewurzelt. Vordere Maxillopoden-Coxite innen breit mit dem Kopfe durch Haut und Muskeln verwachsen. Untere Mandibelgelenke sehr weit vor den Angelwurzeln gelegen.

a) Mandibeln mit parallel quergerieften Mahlplatten, die Endglieder der langen Pseudocerci geringelt. Prothorax doppelt so breit wie der Kopf. Antennen viergliedrig, das Endglied sehr klein.

1. *Catopidae* (Cholerinae + Liodinae).

b) Mandibeln ohne Mahlplatten . . . . c, d,

c) Prothorax wenigstens doppelt so breit wie der Kopf, die Coxomerite der vorderen Maxillopoden sind am Ende in einen inneren Borstenkamm und einen äußeren Haarbüschel abgesetzt. Pseudocerci zweigliedrig. Antennen dreigliedrig, da das kleine Endglied fehlt.

2. *Silphidae* s. str.

d) Prothorax ebenso breit wie der Kopf oder schmäler oder wenig breiter, ist er aber ausnahmsweise doppelt so breit (*Syntomium*), dann sind die äußerst kurzen Pseudocerci nur eingliedrig. Coxomerite der vorderen Mapillopoden am Ende immer nur mit Borstenkamm. Antennen 3—4gliedrig.

3. *Oxytelidae* m.

B. Maxillopodenbuchten fehlen, vordere Maxillopoden-Coxite frei, d. h. nur vermittels der Cardines mit dem Kopfe verbunden.

a) Die Cardines sind mit dem Vorderrande des Unterkopfes gelenkig verbunden, besitzen aber keine breiten Gelenkgruben. An den Beinen sind selbständige Tarsen durch Gelenke von den Endklauen getrennt. Mentalzähne fehlen.

4. *Carabidae*.

b) Die Cardines sitzen in selbständigen, breiten, vom Vorderrande des Unterkopfes abgerückten Acetabula. Beine ohne selbständige Tarsen, diese sind vielmehr mit den Endklauen zu Tarsungula verwachsen. Jederzeits vom Labiopoden-Syncoxit ein Mentalzahn

5. *Staphylinidae* m. (s. str.).

Die *Carabus* und *Staphylinus* sind schon oft als besonders primitive Käfergattungen in Anspruch genommen worden. Hinsichtlich der Imagines der ersteren habe ich bereits in meiner neuesten Arbeit über das Coleopteren-Abdomen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1917) und im zool. Anz. 1916 hinsichtlich der gegenseitigen Anpassungen von Thorax und Abdomen gezeigt, daß diese Anschauung endgültig als erledigt zu betrachten ist. Der Hinweis auf die ausgesprochen adaptiven Larvenköpfe der Carabiden und echten Staphyliniden bringt uns nun ferner zum Bewußtsein, daß auch die Larven dieser Familien die Ansicht von der primären Natur derselben widerlegen. Auf S. VI. im ersten Bande seiner *Staphylinoidea* hat Ganglbauer meinen 1893 aufgestellten *Silphoidea* (unter denen ich nunmehr den *Staphylinidae* s. str. eine Sonderstellung zuweise) entgegengehalten „daß gerade die den Typus der Familie am markantesten zum Ausdruck bringenden Staphyliniden (*Staphylininae* und *Paederinae*) nach den Larven für ältere Formen zu halten sind als die Silphiden". Hierbei beruft er sich auf die schon genannte Anschauung Fr. Brauers. Den adaptiven Charakter gerade der „markantesten" Staphyliniden-Larven erkannte Ganglbauer nicht und ahnte daher auch nicht, daß sich die phylogenetischen Verhältnisse gerade umgekehrt verhalten, d. h. daß meine Anschauung von der primitiven Stellung mancher Silphiden (und Oxyteliden) gerade durch die Larven eine sehr wichtige neue Stütze erhält.